Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 15. April 1969 Nr. 199

Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Sternorrhyncha aufgrund synapomorpher Merkmale

Phylogenetische Studien an Hemiptera II: Aphidiformes (Aphidina + Coccina) als monophyletische Gruppe

Von Dieter Schlee, Ludwigsburg

Mit 26 Abbildungen

Inhalt

A Einleitung

Die Ansichten über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Homoptera sind vielfältig und haben im Laufe relativ kurzer Zeit zahlreiche Wandlungen erfahren. Sehr viele Kombinationsmöglichkeiten der Homoptera-Teilgruppen wurden schon als „Stammbaum" vorgeschlagen, ohne daß eine allgemeine Einigung erzielt worden wäre.

Als Großgruppen der Homoptera gelten im allgemeinen: „Coleorrhyncha", „Auchenorrhyncha" und „Sternorrhyncha". Hinsichtlich der Coleorrhyncha

(welche nur von der einzigen Familie Peloridiidae repräsentiert werden) stimme ich mit WOOTTON (1965) überein, der sie wegen des Flügelbaues als nächste Verwandte der Heteroptera betrachtet; meiner Ansicht nach lassen sich noch weitere Merkmale der Coleorrhyncha und Heteroptera als synapomorph deuten (wie an anderer Stelle ausführlicher begründet werden wird). Deshalb werden sie hier nicht zu den Homoptera gerechnet. Die Auchenorrhyncha werden von 4 Gruppen gebildet: Fulgoroidea, Cicadoidea, Cicadelloidea (einschließlich der Familie Membracidae) und Cercopoidea; alle umfassen jeweils mehrere Familien. Die Sternorrhyncha gliedern sich ebenfalls in 4 Gruppen: Psyllina, Aleyrodina, Aphidina und Coccina.

Den genannten Homoptera-Teilgruppen wurde in der Literatur verschieden hoher systematischer Rang zuerkannt, und demzufolge wurden die Namen mit sehr unterschiedlichen Endungen versehen: -ina, -inea, -aria, -ariae, -ida, -idea, -idae, -ides, -odea, -oidea, -morpha, -idomorpha, -optera. — Außerdem wurden unter einem Namen manchmal verschieden große Gruppen verstanden: z. B. kann „Cicadoidea" beim einen Autor nur die Cicadoidea, beim anderen Cicadoidea + Cicadelloidea + Cercopoidea umfassen; oder „Aph(id)oidea" können die Blattläuse (Aphidina) alleine oder auch Aphidina + Coccina + Psyllina + Aleyrodina bedeuten. Deshalb sollte in obiger Übersicht über die Teilgruppen der Homoptera klargestellt werden, in welchem Sinne die hier verwendeten Namen und Endungen gebraucht werden.

Den Sternorrhyncha und insbesondere den Verwandtschaftsverhältnissen der Aphidina (Blattläuse) und Coccina (Schildläuse) gilt die vorliegende Untersuchung (Psyllina und Aleyrodina wurden in einer anderen Arbeit behandelt: SCHLEE 1969 a). Da von manchen Autoren die Monophylie der Sternorrhyncha bestritten wird, ist es notwendig, auch die Auchenorrhyncha in die Betrachtung mit einzubeziehen.

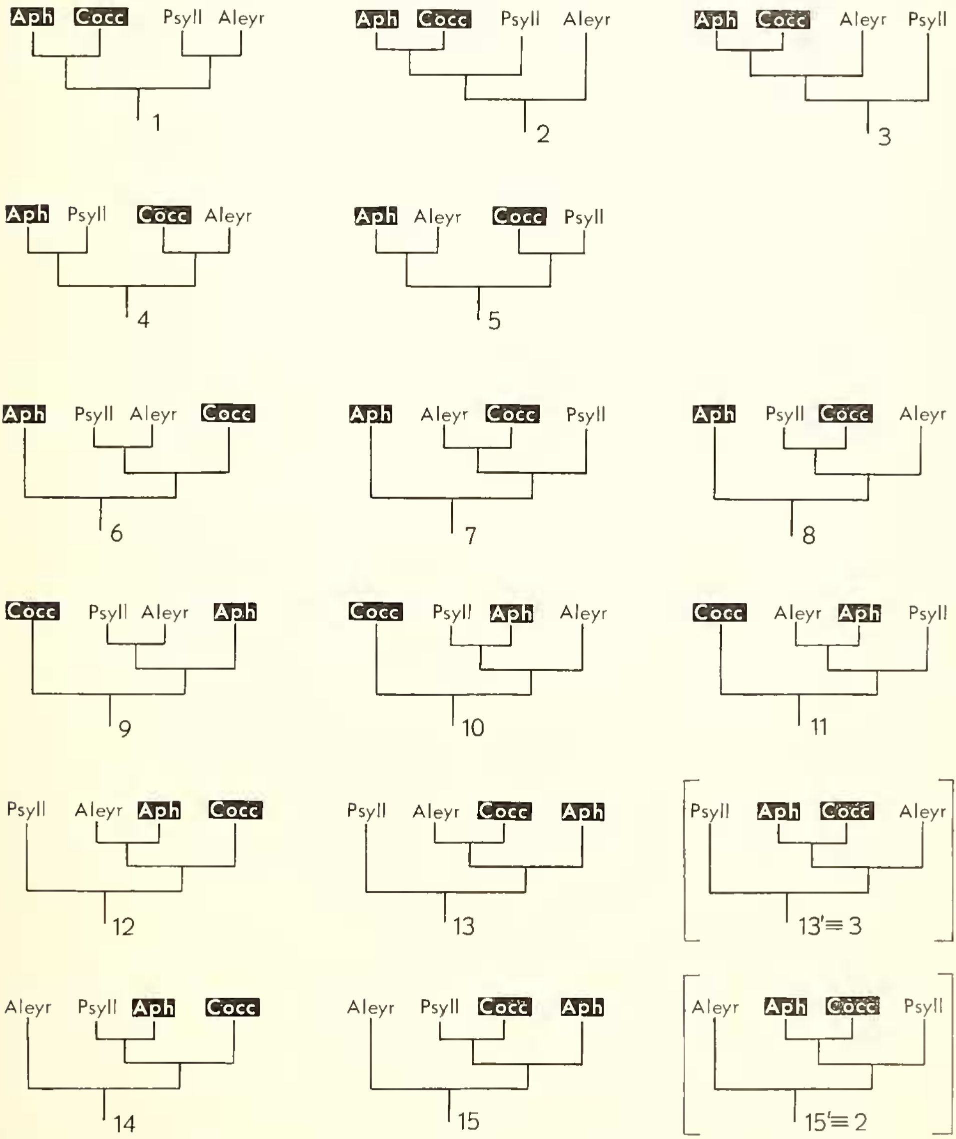
B Die theoretisch möglichen und die in der Literatur vertretenen Dendrogramme („Stammbaum" der Sternorrhyncha)

Abgesehen davon, daß manche Autoren die Coleorrhyncha als näher verwandt mit Heteroptera bezeichneten, andere als näher mit Homoptera verwandt betrachteten, wurde ihnen seit ihrer Entdeckung fast stets eine Sonderstellung zuerkannt. Demgegenüber hält es MÜLLER (1962) für wahrscheinlich, daß sie zu den Fulgoroidea, also einer Teilgruppe der Auchenorrhyncha, die engsten Beziehungen aufweisen. Meiner Ansicht nach handelt es sich, wie in einer späteren Arbeit ausführlicher diskutiert wird, bei dem von ihm angeführten (Symbionten-) Merkmal um Konvergenz bzw. Symplesiomorphie, so daß eine Zusammengehörigkeit von Coleorrhyncha und Fulgoroidea keineswegs erwiesen ist. Sonst wurden meines Wissens keine weiteren Argumente für engste Verwandtschaft zwischen Coleorrhyncha und Teilgruppen der Auchenorrhyncha bzw. Sternorrhyncha geäußert, so daß die Coleorrhyncha in der folgenden Übersicht außer acht bleiben können.

Die Einheitlichkeit und Berechtigung der Gruppierung Auchenorrhyncha/Sternorrhyncha, die schon auf DUMERIL (1806) bzw. AMYOT & SERVILLE (1843) zurückgeht, wird von manchen Autoren bestritten. Daher müssen grundsätzlich zwei Systeme von Dendrogrammen (Stammbaumversuchen) in Betracht gezogen werden:

I. Sternorrhyncha bzw. Auchenorrhyncha als monophyletische Gruppen

Erkennt man die Sternorrhyncha als monophyletische Gruppe an, so ergeben sich für ihre 4 Teilgruppen folgende mögliche Schwestergruppenverhältnisse (s. Abb. 1—15). Da diese Untersuchung in erster Linie den verwandtschaftlichen Beziehungen von Aphidina und Coccina gilt, werden diese beiden Gruppen in den Abbildungen besonders herausgehoben. Es muß erwähnt werden, daß in den Fällen, in denen die



Ansichten über die Phylogenie der Sternorrhyncha-Teilgruppen früherer Autoren nicht in graphischer Darstellung, sondern allein im Text ausgedrückt wurden, eine Zuordnung zu konkreten Stammbaumschemata schwierig ist; wenn nur auf eine

Schwestergruppe Bezug genommen werden kann, sind mehrere Kombinationen möglich.

In Abb. 1—3 sind Aphidina + Coccina als monophyletische Gesamtgruppe dargestellt (und die Möglichkeiten, wie die anderen beiden Gruppen (Psyllina und Aleyrodina) dazu in Beziehung gesetzt werden können). Dies entspricht der Anschauung von Heymons (1915 in Brehm), Theron (1958, partim); speziell die Abb. 1 drückt die Ansicht Börners (1904, 1934, 1938) aus; hinsichtlich Psyllina + Aleyrodina können auch die Meinungen von Quaintance & Baker (1915), Speyer (1929), Haupt (1938) als für Abb. 1 zutreffend gedeutet werden.

Die Abb. 4—5 zeigen zwei andere Möglichkeiten: Die Sternorrhyncha gliedern sich in zwei Paar von Schwestergruppen. Abb. 4 repräsentiert die Ansicht Tillyards (1919), cf. Kramer (1950, chart 4); Heslop-Harrisons (1958) Ausführungen können eventuell in Abb. 5 dargestellt sein (vgl. Text für Abb. 15).

In Abb. 6—8 steht den Aphidina der Rest der Sternorrhyncha gegenüber. Abb. 6 stellt möglicherweise die Ansicht von Quaintance & Baker (1915), Speyer (1929), Bekker-Migdisova (1960 a, 1960 b) dar, in deren Arbeiten Psyllina + Aleyrodina als nächst verwandt gelten. Abb. 8 entspricht der Meinung Kirkaldys (1910 b), cf. Kramer (1950, chart. 2).

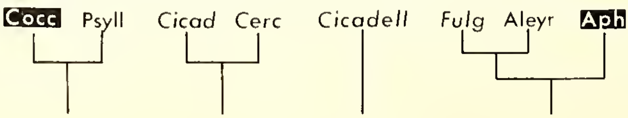
In Abb. 9—11 steht den Coccina der Rest der Sternorrhyncha gegenüber. Dies entspricht etwa der Ansicht von Westwood (1840), Osborn (1895); Abb. 11 speziell Latreilles (1807), Heslop-Harrisons (1956; 164).

In Abb. 12—13 steht den Psyllina der Rest der Sternorrhyncha gegenüber. Hierfür lassen sich die Arbeiten von Pflugfelder (1936), Vondracek (1957), Evans (1963) anführen. Abb. 12 kann insbesondere der Meinung Latreilles (1807) entsprechen, Abb. 13 der Ansicht Osborns (1895), cf. Kramer (1950, chart 1); Abb. 13 vielleicht Heymons (1915 in Brehm), Therons (1958, partim).

In Abb. 14—15 steht den Aleyrodina der Rest der Sternorrhyncha gegenüber. Nach der Äußerung Heslop-Harrisons (1958; 60), daß Aleyrodina weit entfernt von Psyllina und Coccina seien, diese aber „immediate associations" aufwiesen, kann seine Meinung in Art der Abb. 15 dargestellt werden (an anderer Stelle vertritt er allerdings, daß Psyllina mit Cicadoidea nahe verwandt seien); Abb. 15 kann der Ansicht Heymons (1915) entsprechen. Diese (und andere) Arbeiten müssen mehrmals aufgeführt werden, da sie nur zwei Gruppen (Aphidina und Coccina) als zusammengehörig darstellen, über die restlichen Gruppen aber nichts aussagen.

II. Sternorrhyncha bzw. Auchenorrhyncha als polyphyletische Gruppen

Betrachtet man die Sternorrhyncha bzw. die Auchenorrhyncha nicht als echte (monophyletische) Verwandtschaftsgruppe, so ist ein Schwestergruppenverhältnis zwischen einer Teilgruppe der einen („Sternorrhyncha") mit einer Teilgruppe der anderen („Auchenorrhyncha") denkbar. Insgesamt ergeben sich theoretisch 135 135 Kombinationsmöglichkeiten („Stammbäume") der 8 Teilgruppen der Homoptera. Einige davon wurden in der Literatur vertreten (wobei meist nur jeweils ein Teil der Schwestergruppenverhältnisse angegeben wurde):

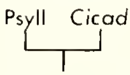


16

Handlirsch (1906—1908) gruppierte Psyllina + Coccina als Schwestergruppe, stellte aber Aleyrodina und Aphidina weit von den anderen „Sternorrhyncha" entfernt in unmittelbare Verwandtschaft zu den Fulgoroidea (s. Abb. 16).

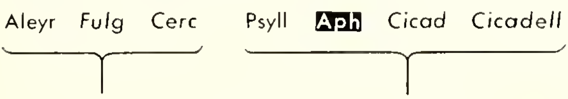
Damit erzeugte er die heftige Kritik Kirkaldys (1910a : 118): „I do not think that anyone who has studied the Homoptera will agree with this for a moment, the more as it is the wildest theory and is not based on any concrete foundation."

Trotzdem hatte Handlirsch (1925: 1103) auch später seiner geäußerten Ansicht „nichts Wesentliches beizufügen". — Weber (1929; 70) bemerkt, sein Ergebnis „scheint also mehr für Handlirschs als für Börners Einteilung zu sprechen" (bezüglich Börners Ansicht vgl. Abb. 1). Auch in anderen Arbeiten weist Weber (1930, 1935) mehrfach auf enge Beziehungen von Aleyrodina und Zikaden hin und spricht sich gegen die Annahme naher Verwandtschaft zwischen Psyllina und Aleyrodina aus. In seinem Lehrbuch (Weber 1933) folgt er der Auffassung von Handlirsch.



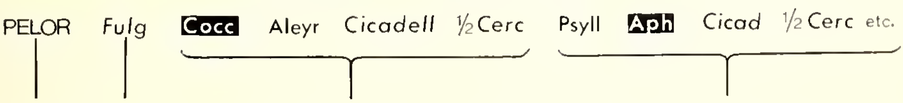
17

Crawford (1914; 16) hielt die Psyllina für „less closely related to the Aphididae, Aleyrodidae, and Coccidae than has been heretofore supposed. Many things point to a close relationship with the higher Homoptera, especially the Cicadodea, and the Membracidae, and the related families. The writer is not yet prepared to make any definite statement in this regard" (s. Abb. 17). — Nach Muir (1930) sollen die Psyllina durch Reduktion spezialisierte Cicadoidea sein (s. Abb. 17).



18

Taylor (1918) glaubt, die Aleyrodina wegen der unbeweglichen Metacoxa (nach Weber ist die Metacoxa der Aleyrodina aber beweglich und bei Psyllina unbeweglich!) in die Nähe der Fulgoroidea und Cercopoidea stellen zu müssen, während Psyllina und Aphidina wegen des Fehlens besonderer Merkmale mit Cicadoidea und Cicadelloidea zusammengruppiert werden (s. Abb. 18). Seine Schlußfolgerungen basieren aber auf einfachen Ähnlichkeits-Unähnlichkeits-Feststellungen („Hence it has been possible only to group together certain families whose thoracic sclerites most resemble each other", l. c. 244) und sind nicht gut bewiesen.

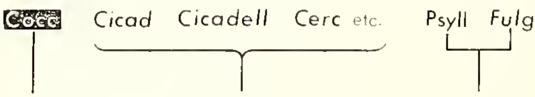


19

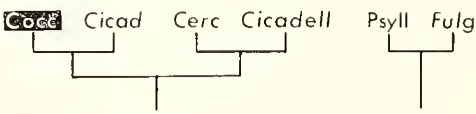
Spooner (1937): Aleyrodina zeigen „closer relationships to some of the Cicadellidae than to the Psyllidae or Aphididae" (l. c., 23); Psyllina und Aphidina seien „sharply separated from the rest of the Homoptera" (l. c., 24). In seinem Stammbaum stellt er Coccina und Aleyrodina weit ab von Psyllina und Aphidina. Diese 4 und alle „Auchenorrhyncha" außer Fulgoroidea sollen in 2 Linien auf die „Cercopidae" zurückgehen: (s. Abb. 19): Coccina + Aleyrodina + Cicadelloidea auf „Aphrophorinae", Aphidina + Psyllina + Cicadoidea + Membracidae + Tettigonidae auf „Cercopinae". Die angeführten Merkmale der beiden Gruppen sind aber nur graduell verschieden und müssen wohl als Konvergenz („greatly reduced frons":

Cercopinae und die davon abgeleiteten Familien) oder als Symplesiomorphie („large frons, characteristic of the Fulgoridae": Aphrophorinae und Derivate) gedeutet werden; daher ist die Gruppierung nicht beweiskräftig.

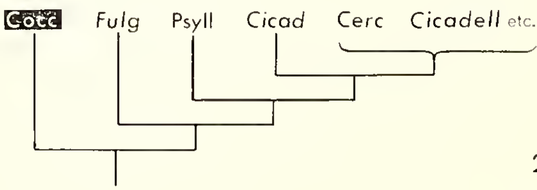
Evans (1941/1942) befürwortet die Ableitung von Aphidina und Psyllina „from the Protohomopterous stem close to the origin of the Peloridoidea and Fulgoroidea" (l. c., 39).



20



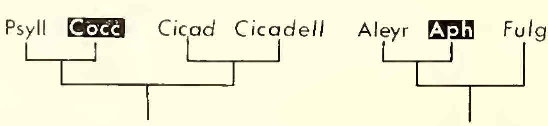
21



22

Der von Singh-Pruthi (1925: 237) gezeichnete Stammbaum läßt sich auf verschiedene Weise deuten (Abb. 20—22). Die als zusammenfassende Bemerkungen über jede Gruppe gegebenen Angaben beziehen sich auf einfache Ähnlichkeiten [z. B.: „the genitalia (der Psyllina) in all respects resemble those in Fulgoridea, especially Cixiidae", l. c.: 234]. Diese Bemerkungen machen die Stammbaumdeutung der Abb. 20 + 21 wahrscheinlich, das Verzweigungsschema seines Stammbaums enstpricht aber eigentlich der Darstellung der Abb. 22.

Heslop-Harrison (1952: 55—56) äußerte die Vermutung, daß Psyllina und Cicadoidea auf gemeinsamen Ursprung zurückgehen. Die angegebenen Merkmale beschreibt er selbst als Symplesiomorphien, so daß damit eine enge Verwandtschaft nicht bewiesen ist: „Psyllidae . . . do retain some extremely primitive characters, including wing venation and antenna. The retention of a nodal line . . . links them in part with the Cicadidae and their allies in the Cicadomorpha . . . these two natural groups . . . probably had a common origin . . . The nodal line . . . seems to have been a feature of the early orthopteroid orders generally".

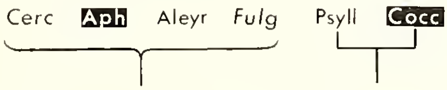


23

Derselbe Autor (Heslop-Harrison, 1956) gibt einen Stammbaum, an dem Coccina, Psyllina, Aleyrodina und Aphidina auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen (entsprechend meiner Abb. 15); die Äste des Stammbaums sollen aber räumlich betrachtet und (gedanklich) so verdreht werden, daß Psyllina und Coccina mit

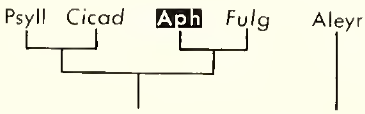
Cicadoidea und Cicadelloidea verwandt erscheinen, und Aleyrodina und Aphidina mit Fulgoroidea (s. Abb. 23).

„As both the Psyllidomorpha and Coccidomorpha possess complicated filter chambers, their affinities lie with the main Cicadoid-Jassoid stem, and on the same basis, the absence of filter chambers in the Aleyrodidomorpha and the Aphidomorpha brings them nearer to the Fulgoroid stem". Das Vorkommen von Filterkammern beweist aber keineswegs diese Gruppierung (s. S. 12).



24

Heslop-Harrison (1955; 108) vermutet, daß Aphidina und Aleyrodina „had an origin separate from the other two (Psyllina, Coccina) but one intermediate between the Jassidomorpha (Cercopoidea) and the Fulgoromorpha . . .".



25

Bei Heslop-Harrison (1957) findet man eine besonders erschreckende Ansammlung von Inkonsequenzen und vermißt eine exakte phylogenetische Betrachtungsweise: Einerseits stellt er immer wieder die Ähnlichkeiten und den gemeinsamen Ursprung von Psyllina und Cicadoidea heraus (l. c.: 44, 47, 48), andererseits weist er den Psyllina eine einmalig isolierte Stellung („position of unique isolation") innerhalb der Homoptera zu (l. c.: 47). — „*The psylloids*[1]) *must*[2]) *converge upon a cicadoid-prosboloid ancestral stem* at some time in the past, and some time more recent that the ultimate convergence of the latter with a joint aphidoid-fulgoroid stem" (l. c.: 48). — (l. c.: 44): „Austroprospole is an early Cicadoid, and *the Cicadomorpha*, to which the Prosbolidae must be referred, through the modern Cicadidae, *represents the closest group of the higher Homoptera to the Psyllidomorpha* so far known". — (l. c.: 47): „*I have always held the opinion that far stronger affinities existed between the modern families Psyllidae and Cicadidae* than others were prepared to allow. *This opinion should not be constructed into meaning that I also consider* that *some direct or detective syngenesis* was involved between the immediate ancestors of the two families. Except for the derivative Coccidomorpha the *Psyllidae occupy a position of unique isolation*, and this isolation apparently has been maintained so far as we can tell, since Permian times".

Über die Aleyrodina schreibt er: „Aleyrodidae and Cicadidae are as far apart phylogenetically as two families could be (l. c., 51). Nach Heslop-Harrison (1960: 636—637) sind Psyllina und Coccina so weit wie nur irgend möglich von anderen Homopteren entfernt, wie es innerhalb derselben Unterordnung nur möglich ist; die Psyllina sollen aber den Cicadoidea nahestehen.

[1]) Die Heraushebung durch Schrägschrift in den folgenden Abschnitten stammt von mir.

[2]) „must" ist von zitiertem Autor kursiv gesetzt!

C Phylogenetisches Konzept

I. „Ähnlichkeiten"[3])

Häufig werden ähnlich aussehende Strukturen als Beweis für nahe Verwandtschaft herangezogen. Dies kann richtig sein (wenn es sich um Synapomorphie handelt) oder falsch (bei Symplesiomorphie oder Konvergenz). — Besonders irreführend sind solche Angaben über „affinities", ähnlich", „more primitive / less primitive" oder z. B. ... „characters which I considered linked the Psyllidae more closely with ... the Cicadidae ..." vor allem, wenn der Autor fortfährt „I had never intended to convey this impression (monophyletic origin for the two natural groups — Psyllidae and Cicadidae —), nor had I even implied it to be possible".

II. „Netzverwandtschaft"

In einer Arbeit über die Phylogenie der Homoptera wurden folgende verschiedene „verwandtschaftliche Beziehungen" zu anderen Insektenordnungen aufgestellt: Hemiptera und Orthoptera (Körperform); Hemiptera und Palaeodictyoptera (tracheate Paranota); Hemiptera und Psocoptera (Mundwerkzeuge); Psyllina und Psocoptera (Flügel); Psyllina und Orthoptera, Coleorrhyncha und Psocoptera; Psyllina und Psocoptera und Zoraptera; Psyllina und Heteroptera (Mundbau); Coleorrhyncha und Heteroptera; Psyllina und Coccina und Cicadina und Cicadellina; Aleyrodina und Aphidina und Fulgoroidea. Der Autor kommt zu dem Schluß, es sei „difficult to place their evolution (der „major groups of higher Homoptera") in proper sequence, and little more can be said than they did evolve sometime during that very active period in the history of the evolution of modern Homoptera." Damit ist absolut nichts gewonnen.

III. Das Hennigsche Synapomorphieschema

In den vorstehend aufgeführten Beispielen wird deutlich, welche Unsicherheit hinsichtlich der Bewertung aufgefundener gemeinsamer Merkmale herrscht, und aus den Stammbäumen (Abb. 1—25) wird klar, zu welch widersprechenden Ergebnissen dies geführt hat. Es ist ein Verdienst von Hennig (1950, 1957, 1966 u. a.), ein klares Grundkonzept für phylogenetische Untersuchungen geschaffen zu haben. Die Grundidee kann folgendermaßen zusammengefaßt werden: Zwei Taxa (Arten oder Familien etc.) sind dann Schwestergruppen (d. h. am nähesten verwandt), wenn sie (mindestens) ein abgeleitetes (apomorphes) Merkmal gemeinsam haben (diese Merkmale dürfen nicht auf Konvergenz beruhen). Oder anders ausgedrückt: „Zwei Arten (Taxa), denen die abgeleitete Ausprägungsform eines Merkmals gemeinsam ist, haben dies von einer nur ihnen gemeinsamen Stammart übernommen" (Hennig 1957; 66).

Die Methodik für das Erkennen des Merkmal-Charakters (plesiomorph bzw. apomorph bzw. konvergent) und das Aufstellen eines Synapomorphieschemas wurde schon in anderen Arbeiten ausführlicher besprochen (z. B. Hennig 1966, Brundin 1966, 1968, Schlee 1968, 1969 a, c) bzw. ist auch aus den folgenden Abschnitten ersichtlich.

[3]) In diesen Abschnitten werden die Namen der zitierten Autoren weggelassen, da es keineswegs darum geht, sie bloßzustellen, sondern nur darum, die vorliegende Situation zu kennzeichnen.

D Synapomorphien der Sternorrhyncha

(Nachweis der Monophylie der Sternorrhyncha)

Mit Hilfe von Merkmalen, die nur bei den 4 Teilgruppen der Sternorrhyncha in gleichartig abgeleiteter Form vorliegen (wobei Konvergenz ausgeschlossen werden kann), erweisen sich die Sternorrhyncha als monophyletische Gruppe. Damit kann die Möglichkeit ausgeschlossen werden, daß einer der im Abschnitt B II besprochenen Versuche der Stammbaumdarstellungen (und die weiteren rund 100 000 theoretisch möglichen Kombinationen) zutreffend wären. Der wirkliche Stammbaum als Ausdruck der Verwandtschaftsbeziehungen der Aphidina, Coccina, Psyllina und Aleyrodina ist unter den in Abb. 1—15 gezeichneten Dendrogrammen zu suchen.

Synapomorphe Merkmale der Sternorrhyncha sind:

D i e S t e r n o r r h y n c h i e (M e r k m a l M 1 in Abb. 26): Dieses Merkmal wird gewöhnlich zur Kennzeichnung der „Sternorrhyncha" angeführt. WEBER (1954: 268) definiert es als engen Anschluß des Labiums an das Prosternum, und PESSON (1951, in GRASSE, p. 1531) schreibt: „Les Sternorrhynches sont caractérisés par l'allongement ventral et postérieur du gnathocéphalon qui reporte l'insertion du labium au-delà du niveau des pattes antérieures." Es sei auf die Abbildungen bei PESSON (l. c., fig. 1373; 1384; 1797C, 1408, 1426; 1445) verwiesen. Auch die Larven zeigen schon die sternorrhynche Kondition (PESSON l. c., fig. 1436, 1456 A).

F e h l e n d e s T r o c h a n t i n u s d e s M i t t e l b e i n e s (M 2): An den Mittelcoxen ist bei allen Sternorrhyncha-Teilgruppen der Trochantinus vollständig reduziert (eigene Beobachtungen, und WEBER 1928, 1929, 1935, THERON 1958). Bei den Auchenorrhyncha, Heteroptera und Coleorrhyncha ist er wie bei zahlreichen anderen Insektengruppen vorhanden (nach MATSUDA (1960) weisen auch Blattodea, Dermaptera, Embioptera, Neuroptera etc. einen typisch ausgebildeten Trochantinus auf, der mit der Coxa ein typisches Gelenk bildet). — Der Trochantinus samt Gelenkung gehört zum Grundplan der Pterygota; der Verlust des Trochantinus bei den Sternorrhyncha ist als Synapomorphie zu werten. (Konvergenz kann ausgeschlossen werden, da keine Beziehungen zur Lebensweise vorhanden sind: den springenden wie den schreitenden Sternorrhyncha-Gruppen fehlt der Trochantinus, bei springenden und schreitenden Auchenorrhyncha ist er vorhanden).

R e d u k t i o n d e r T a r s e n g l i e d z a h l (M 3): Während die Auchenorrhyncha einheitlich 3 Tarsenglieder aufweisen, ist diese Zahl bei den Sternorrhyncha auf 2 verringert. Auch unter den Coccina kommen in den verschiedenen Teilgruppen 2-gliedrige Tarsen vor (cf. THERON 1958, fig. 37, 40, 42; PESSON 1951: 1624, Fußnote 2), doch weisen die meisten Coccina-Arten — als noch weitergehende Reduktion — nur 1 Tarsenglied auf. — Obwohl bei dieser Umbildung von 3 zu 2 Tarsengliedern die Möglichkeit konvergenter Entstehung nicht völlig auszuschließen ist, scheint mir doch wahrscheinlicher, daß es sich um echte Synapomorphie handelt, da die Auchenorrhyncha in dieser Hinsicht sehr einheitlich (und plesiomorph) sind, und alle Sternorrhyncha die Gliederzahl verringert haben. (Die Körpergröße kann für diese Umbildung nicht das Entscheidende sein, da auch vergleichbar kleine Auchenorrhyncha die volle Zahl Tarsenglieder aufweisen.)

E m b r y o n e n m i t S t i r n l e i s t e a l s E i s p r e n g e r (M 4): diese von BÖRNER (1938: 13) betonte Besonderheit ist nur von den Sternorrhyncha bekannt. Es handelt sich höchstwahrscheinlich um Synapomorphie.

E Synapomorphien der Aphidina + Coccina

(Nachweis der Monophylie der Gesamtgruppe Aphidiformes)

Seit dem Erscheinen der Arbeit THERONS (1958) hat sich die Möglichkeit phylogenetischer Untersuchung an Sternorrhyncha erheblich gebessert, da hiermit eine gründliche Bearbeitung verschiedener Coccina-Teilgruppen vorliegt, während vorher zwar über Psyllina, Aleyrodina und Aphidina (insbesondere durch ausgezeichnete Darstellungen WEBERS) morphologische Einzelheiten bekannt waren, die Coccina jedoch immer wegen unzureichender Kenntnis der ♂-Morphologie von vergleichenden Betrachtungen ausgeschlossen waren. THERON erkannte die Wichtigkeit, die primitive Coccina-Gattung *Margarodes* zum Vergleich mit anderen Sternorrhyncha-Teilgruppen heranzuziehen und fand zahlreiche Übereinstimmungen zwischen Psyllina, Aleyrodina, Aphidina und Coccina, jedoch in verschiedener Gruppierung. Bewertet man die große Zahl von „common characters" (THERON 1958: 56—57) nach plesiomorph, (syn-)apomorph, konvergent, so stellt sich heraus, daß davon nur die folgenden 5 Merkmale bei Aphidina und Coccina in synapomorpher Ausprägung vorliegen (die anderen „übereinstimmenden Merkmale" THERONS stellen meiner Ansicht nach keine Synapomorphien dar und sind im Abschnitt G III, G IV diskutiert):

Die Antennenmuskeln sind an der Kopfkapselwand angeheftet (Merkmal M 5 in Abb. 26) (THERON 1958: p. 56, Nr. 2): Normalerweise inserieren diese Muskeln am dorsalen oder vorderen Arm des Tentoriums (SNODGRASS 1935: 132).

Gelenkige Verbindung zwischen Postalare und Pleuralregion (Epimeron) (M 6) (l. c., Nr. 4): Bei Psyllina und Aleyrodina sind Postalare und Epimeron fest verschmolzen; auch SNODGRASS (1935, fig. 96) zeichnet eine feste Verbindung zwischen beiden Skleriten bei „typical sclerites of a wingbearing thoracic segment" und schreibt im Text „the postnotum is generally firmly braced upon the pleura by lateral postalar extensions united with the epimera". Es ist also wahrscheinlich, daß es sich bei der gelenkigen Verbindung (Aphidina und Coccina) um Synapomorphie handelt.

Mesopleuron mit subepisternaler, mesopleuraler Naht und mit Lateropleurit etc. (M 7, M 8) (l. c., Nr. 6): Von diesen Merkmalen scheint die Abgliederung einer als „lateropleurit" bezeichneten Zone eine Besonderheit der Aphidina und Coccina zu sein (M 7) (cf. CRAWFORD 1914, fig. 1—4 für Psyllina, WEBER 1935, fig. 6 für Aleyrodina). In Verbindung mit der von THERON (l. c., 23) erwähnten und in seiner Fig. 3 deutlich erkennbaren Abgliederung eines "pleural wing process" (durch eine membranöse Zone vom großen Episternum getrennt) und der Reduktion des Epimerons ergibt sich eine überraschende Übereinstimmung im Bauplan des lateralen Thoraxbereichs zwischen *Margarodes* und *Aphis* (cf. WEBER 1928, fig. 3) und ein markanter Unterschied zu Psyllina und Aleyrodina. Wahrscheinlich darf man den abgeleiteten Bauplan der Aphidina und Coccina als synapomorph betrachten (M 8).

Lappenförmige Auswüchse des Praetarsus fehlen am letzten Tarsenglied (M 9) (l. c., Nr. 10): Dies kann mit einiger Wahrscheinlichkeit als Synapomorphie innerhalb der Sternorrhyncha aufgefaßt werden.

Die übrigen Merkmale, welche von THERON (1958: 56) als Kennzeichen für die Zusammengehörigkeit von Aphidina und Coccina angeführt wurden, scheinen mir keine Synapomorphien zu sein und werden hier nicht als beweiskräftig erachtet. Es handelt sich um konvergente Umbildungen, die in verschiedenen Insektengruppen auftreten [Reduktion des 1. Abdominalsternits (l. c., Nr. 5); relativ starke Reduktion der Hinterflügel (Nr. 9)], um nur graduelle Unterschiede im Sklerotisierungsgrad [Pronotum und Propleuron nicht verbunden, Nr. 7] oder um Symplesiomorphien [getrennte sternale Apophysen im Metathorax, Nr. 8 — cf. SNODGRASS 1935: 169 bis 171]. — Die Schlußfolgerung aus dem Vorkommen von Larvenaugen bei der Imago (Nr. 1) ist hinfällig, weil dies auch von Aleyrodina bekannt ist (PFLUGFELDER 1936). Das Vorkommen eines „Posttergits" jederseits des Thorax (Nr. 3) scheint bei Vergleich mit den Abbildungen CRAWFORDS (1914, fig. 1—8, asc: Psyllina) und WEBER (1928, fig. 3: Aphididae) keine Besonderheit der Aphidina und Coccina zu sein.

Es lassen sich aber noch 7 weitere Merkmale anführen, die bei Aphidina und Coccina synapomorph ausgebildet sind:

O r a l r e d u z i e r t e s P r a e s c u t u m (M 10): Während bei Psyllina das Praescutum direkt mit dem Pronotum zusammenstößt (CRAWFORD 1914, fig. 1—8), indem es, von lateral gesehen, T-förmig ist, findet sich bei Aphidina und Coccina ein skleritloser Zwischenraum zwischen Pronotum und Praescutum. Das kommt nicht etwa einfach durch Schwächung des Sklerotisierungsgrades zustande (dann müßten die Grenzen von Pronotum und Praescutum verwaschen sein); die Ränder sind linienhaft scharf begrenzt; das Praescutum ist in Lateralsicht nicht T-förmig, sondern Γ-förmig, d. h. sein oraler Bereich fehlt. Dies ist gut feststellbar, da der nach ventral-caudal ziehende Fortsatz (bei WEBER 1928, fig. 3 als TA = Tergalarm bezeichnet) die genaue Lagebeziehung angibt.

T a r s e n a u s b i l d u n g (M 11): Das erste Tarsenglied ist winzig, in Lateralansicht dreieckig, während bei Psyllina und Aleyrodina die beiden Tarsenglieder gleichartig und groß sind (das erste länger als das zweite).

L e g e a p p a r a t d e s ♀ f e h l t, d i e E i e r w e r d e n f r e i a b g e l e g t (M 12): Die Geschlechtsöffnung der Aphidina und Coccina wird durch einen querliegenden Schlitz gebildet; es gibt keine Valvulae (OSSIANNILSON et. al. 1956 in TUXEN, p. 156). Die Eier werden bei diesen beiden Gruppen nicht ins Pflanzengewebe versenkt (BÖRNER 1938: 14). — (Demgegenüber sind bei Psyllina, Aleyrodina und Auchenorrhyncha wohlausgebildete mehrteilige Legeapparate vorhanden; Psyllina und Aleyrodina legen ihre Eier ins Innere von Pflanzengeweben ab. Das Vorhandensein eines Ovipositors ist plesiomorph).

K l a m m e r a p p a r a t e (P a r a m e r e n) d e s ♂ s i n d r e d u z i e r t (M 13): Bei Coccina fehlen sie völlig, bei Aphidina sind sie zu einem Paar kaum vorstehender „claspers" reduziert. — Psyllina und Aleyrodina weisen große, deutlich abgesetzte, vorspringende Parameren auf (ebenso die Auchenorrhyncha, Heteroptera, Thysanoptera und zahlreiche andere Ordnungen).

D e r A e d e a g u s i s t d ü n n w a n d i g u n d r e t r a k t i l (M 14): Dies ist unter den Homoptera nur bei Aphidina und Coccina der Fall. Die anderen Gruppen besitzen ein hart chitinisiertes Aedeagusrohr, das nicht kontraktil ist.

A e d e a g u s i s t m i t P e n i s s c h e i d e v e r s e h e n (M 15): Eine solche Bildung ist nur bei Aphidina und Coccina vorhanden.

Analtubus fehlt (M 16): Bei Aphidina und Coccina ist er vollständig reduziert. Alle anderen Hemiptera weisen ein (segmentiertes oder differenziertes) Analrohr auf.

F Autapomorphien der Aphidina bzw. Coccina

(Nachweis der Monophylie jeder der beiden Gruppen)

Apomorphe Merkmale der Aphidina: Generationswechsel (M 17 in Abb. 26), vollständige Reduktion der Malpighi-Gefäße (M 18). — Coccina sind in dieser Hinsicht plesiomorph: Generationswechsel fehlt; 2 Malpighi-Gefäße sind vorhanden.

Apomorphe Merkmale der Coccina: ♀ sind stets flügellos, mit einem Schild versehen (M 19); ♀ sind neotenisch (M 20); ♂ ohne Mundwerkzeuge (M 21); Hinterflügel bis auf den Kopplungsmechanismus reduziert (M 22); Tarsen mit nur 1 Kralle (M 23); Ocellen fehlen trotz Flugfähigkeit (M 24). — Aphidina zeigen die plesiomorphe Ausführung der Merkmale: es gibt geflügelte ♂♂ und ♀♀, beide haben Mundwerkzeuge, bauen kein Schild, sind nicht neotän, haben noch eine deutliche Flügelspreite, Ocellen und 2 Krallen an den Tarsen.

G Diskussion über Merkmale, die gegen die Monophylie der Sternorrhyncha bzw. gegen die Monophylie der Aphidiformes angeführt wurden

I. Filterkammer

In früheren Erörterungen zur Phylogenie der Homoptera hat die Filterkammer, eine Umbildung des Darmtrakts, eine Rolle für die Gruppierung der Teilgruppen gespielt. Da man sie zuerst nur von Psyllina und Coccina (und unter den Auchenorrhyncha von Cicadidae und Cicadellidae) berücksichtigte, glaubte man im Besitz einer Filterkammer einen Hinweis auf enge Verwandtschaft dieser 4 Gruppen gefunden zu haben (z. B. Heslop-Harrison 1956). Mehrere Tatsachen sprechen aber gegen diese Deutung:

a) In allen Sternorrhyncha-Teilgruppen, also auch bei Aphidina und bei Aleyrodina sind Filterkammern bekannt (Berlese 1896, Mordvilko 1817, Knowlton 1925, Snodgrass 1935: 385, Weber 1935, Börner 1938: 173, Pesson 1951 in Grassé: 1464, 1465), außerdem auch bei anderen Auchenorrhyncha-Teilgruppen: Cercopidae (Licent 1911, Imms 1951), Membracidae (Kershaw 1913, Weber 1930, Imms 1951), „Fulgorides" (Fulgoromorpha) (Pesson 1951 in Grassé).

b) Der Bauplan der Filterkammern ist sehr unterschiedlich, so daß schon Snodgrass (1935), Pesson (1951) und Evans (1963) verschiedene Typen unterschieden. (Hierbei betont Pesson (l. c.) Übereinstimmungen zwischen Psyllina und Aleyrodina).

c) Die Sternorrhyncha lassen sich durch mehrere Synapomorphien als monophyletische Gruppe nachweisen, so daß das Merkmal Filterkammer, das bei Berücksichtigung der einseitigen Ernährungsweise der Homoptera von vornherein auf Konvergenz „verdächtig" ist (vor allem bei Betrachtung der verschiedenen Bautypen), kein schlagkräftiges Gegenargument darstellt. (Auch Evans (1963) glaubt, daß Filterkammern mindestens zweimal innerhalb der Homoptera entstanden sind). Börner (1938: 173, 174) hält das Vorkommen von Filterkammern (alle Lachnidae und einige wenige Aphididae) sogar innerhalb der Aphidina für konvergent.

Auffällig ist, daß man von den Heteropteren keine Filterkammern kennt, obwohl es darunter zahlreiche Pflanzensaft saugende Arten gibt (und die Gruppe als gut untersucht gelten kann). Da die Pflanzensaftsauger (nicht aber die Räuber und Blutsauger) aber im Bereich des Mitteldarms zahlreiche Blindsäcke („Caeca", „Krypten") (s. Weber 1930, Imms 1951, Pesson 1951 in Grasse) aufweisen, in denen dicht gedrängte Massen von Symbionten sitzen, kann man annehmen, daß diese zur Verarbeitung und Umbildung der einseitigen Nahrung beitragen. — Homoptera resorbieren den nicht konzentrierten oder mit Hilfe der Filterkammer „eingedickten" Nahrungssaft, die Heteroptera reichern den nicht konzentrierten Nahrungssaft durch die Tätigkeit der Symbionten mit Nährstoffen an. (Die Symbionten der Homoptera liegen nie im Darmlumen (oder Aussackungen des Darms), sondern in geschlossenen Mycetomen in der Leibeshöhle und dürften verschiedene Funktionen haben. Der Mechanismus zur Übertragung auf die Eier ist aber prinzipiell identisch.)

II. Aedeagus-Bau

Gelegentlich wurde in der Ausbildung des Aedeagus als geknickte lange Röhre eine Übereinstimmung zwischen Psyllina und Zikaden (Auchenorrhyncha) gesehen (z. B. Weber 1935 : 43). In einer eigenen Arbeit (Schlee 1969 b) wird aber gezeigt, daß hiermit keine enge Verwandtschaft bewiesen werden kann.

III. „Übereinstimmende Merkmale" bei Coccina und Aleyrodina

Theron (1958: 57) gab — obwohl er selbst die enge Verwandtschaft der Aphidina und Coccina als wahrscheinlich erachtet — auch eine Reihe von Merkmalen an, die Aleyrodina und Coccina gemeinsam seien. Keines dieser Merkmale kann als Synapomorphie gedeutet werden:

Symplesiomorphien sind die Merkmale: Vorkommen einer Postoccipitalleiste (l. c., Nr. 1), Muskeln zwischen Postoccipitalleiste und Mesopraephragma (Nr. 2), getrennte Cervikalsklerite (Nr. 3); diese Ausbildungsweisen kommen allgemein bei Insekten vor (Snodgrass 1935: 108 bzw. 160).

Konvergenzen sind: Vorkommen postnotaler Apophysen (l. c., Nr. 5), denn Snodgrass (1935, fig. 39) beschreibt dies als „specialized condition in the dorsum of the thorax of winged insects"; Fehlen der frontalen Ocelle (l. c., Nr. 7), denn die Zahl der Ocellen wird in vielen Insektengruppen (im allgemeinen korreliert mit Verschlechterung der Flugleistung) reduziert.

Auch die beiden restlichen Punkte der Liste (l. c., Nr. 4, Nr. 6) beweisen keine Zusammengehörigkeit von Coccina und Aleyrodina, denn der Trochantinus der Mittelcoxa ist bei allen Sternorrhyncha vollständig reduziert (s. S. 9), und Nr. 6 entfällt, weil die genannte Struktur auch bei den Aphidina vermutet wird.

IV. Merkmale, die bei Coccina, Aphidina und Aleyrodina, nicht aber bei Psyllina vorkommen sollen

Mit dieser von Theron (1958: 57) unter Verwendung von Literaturangaben aufgestellten Liste von Merkmalen läßt sich ebenfalls keine Synapomorphie nachweisen, so daß die Zusammengehörigkeit (Monophylie) der Coccina, Aphidina und Aleyrodina hiermit nicht erwiesen ist. Manche der angegebenen Merkmale sind Autapo-

morphien, d. h. sie zeigen eine abgeleitete Besonderheit bei jeweils einer Gruppe [Psyllina: l. c., Nr. 1, Nr. 7; Coccina: Nr. 3; Aphidina: Nr. 4], ohne, daß über deren Schwestergruppe etwas ausgesagt ist. Mehrere Fehlbeobachtungen werden im folgenden mit erörtert:

Die Verlagerung der Mundöffnung besonders weit nach caudal: (l. c., Nr. 1). In diesem Merkmal weichen die Psyllina von allen anderen Hemiptera ab. Man kann dies als abgeleitet vom Grundplan der Sternorrhyncha auffassen. — Übernahme der Larvenaugen zur Imago: (Nr. 2). Dies erfolgt bei Coccina und Aphidina, und in Spuren bei Aleyrodina. Die Bedeutung dieses Merkmals ist unklar; es könnte sich um die bei Aleyrodina teilweise und bei Psyllina vollständige (konvergente) Reduktion einer Eigenheit der Sternorrhyncha handeln. — „Propleural ridge" nur bei Psyllina wohlentwickelt: (Nr. 3). Bei Psyllina (cf. CRAWFORD 1914, Abb. 1—8) sind die pleuralen Sklerite des Prothorax (episternum, epimeron) groß und verbinden Tergum und Coxa (plesiomorph); zwischen den beiden Platten eine Sutur (pleural suture nach SNODGRASS), die dementsprechend lang ist. Auch bei Aphidina (WEBER 1928, Tafelabb. 3—4) sind diese beiden Pleuralplatten vorhanden, aber in ihrem Dorsalbereich reduziert, dementsprechend ist die Pleuralsutur kürzer als bei *Psylla*. Bei Coccina (*Margarodes*, THERON 1958, fig. 3) sind aber diese Pleuralplatten nicht vorhanden, und es erscheint mir fraglich, ob die als „pleural ridge" bezeichnete Leiste wirklich der „pleural suture" entspricht oder nur deren ventralen Endabschnitt, der das pleurale Hüftgelenk bildet. Jedenfalls liegt hinsichtlich dieses Merkmals nicht ein prinzipieller Unterschied zwischen der Ausbildung bei Psyllina einerseits und der bei Aphidina, Aleyrodina und Coccina andererseits vor; vielmehr weichen nur die Coccina beträchtlich vom plesiomorphen Zustand ab, der bei Psyllina noch vollständig gewahrt ist und bei Aphidina nur geringfügig (graduell) verändert ist. Durch dieses Merkmal wird nur den Coccina eine Sonderstellung eingeräumt, aber nichts über deren Schwestergruppe ausgesagt.

Praealare mit dem Episternum verschmolzen (Psyllina) bzw. damit gelenkig verbunden (Coccina, Aphidina, Aleyrodina): (Nr. 4). Diese Auffassung geht wohl auf WEBER (1929) zurück, der in seiner Abb. 34 das Mesothorakalskelett einer Perlide (Plecoptera) mit *Aphis* und *Psylla* vergleicht. Eigene Beobachtungen zeigten aber, daß diese Feststellung nicht zutrifft: Bei Plecopteren[4]) ist das Lateralende des Praealare keineswegs mit dem Episternum verschmolzen, sondern es endet in geringem Abstand davon. Diesen Abstand überbrückt eine hyaline Membran (die nicht, wie das Praealare, mit winzigen Börstchen besetzt ist). Diese Membran läßt sich mühelos mit einer feinen Nadel durchtrennen, wobei das Lateralende des Praealare unbeschädigt bleibt. Das Praealare-Ende liegt nicht in derselben Ebene wie das Episternum, sondern etwas mehr lateral. — Auch bei Psyllina[5]) sind Praealare und Episternum nicht verschmolzen, sondern durch eine Membran gelenkig verbunden; auch hier liegen sie in verschiedenen Ebenen. Dagegen ist bei Aphidina der Seitenteil des Praealare stark verlängert und setzt sich direkt und stark sklerotisiert in den ventralen Teil des Episternums fort; beide Sklerite liegen in derselben Ebene und sind völlig starr miteinander verbunden; deshalb kann hier von einem Gelenk nicht gesprochen werden. — THERON (1958, fig. 3) zeichnet bei *Margarodes* einen deutlichen Zwischenraum zwischen Praealare und Episternum und schreibt (l. c.: 24) „. . . separ-

[4]) Perlodidae, Nemouridae, Chloroperlidae und Leuctridae wurden untersucht.

[5]) Mehrere *Psylla*- und *Trioza*-Arten sowie *Arytaena* wurden untersucht.

rated by a narrow strip of membrane". Das Praealare ist kurz und artikuliert im Dorsalbereich des Episternum.

Von den genannten Gruppen weichen also nur Aphidina durch abgeleiteten Bau (starke Verlängerung des Praealare und starre Verschmelzung mit dem Ventralteil des Episternum) ab. Die Ausbildung eines kurzen Praealare, das gelenkig[6]) mit dem Dorsalteil des Episternum in Verbindung steht, ist als plesiomorphe Ausprägung aufzufassen. SNODGRASS (1935, fig. 96) zeichnet entsprechende Verhältnisse in eine Abbildung der „typical sclerites of a wing-bearing thoracic segment"; ebenso CRAWFORD (1914, fig. 1, 2, 4, 7) bei Psylliden.

Mesopostphragma nur bei Psyllina geteilt: (Nr. 5). Auch diese Feststellung trifft nicht in der angegebenen Form zu: Auch bei Aphidina ist das schmale Mesopostphragma median tief eingekerbt, so daß es zweiteilig wirkt, es ist nur insgesamt nicht so mächtig wie bei Psyllina. Da dies auch bei Plecopteren entsprechend ausgebildet ist, bedeutet die „Zweiteiligkeit" ein ursprüngliches Merkmal, das keinesfalls eine Zusammengehörigkeit von Coccina, Aphidina und Aleyrodina beweist, oder eine Sonderstellung der Psyllina rechtfertigen würde.

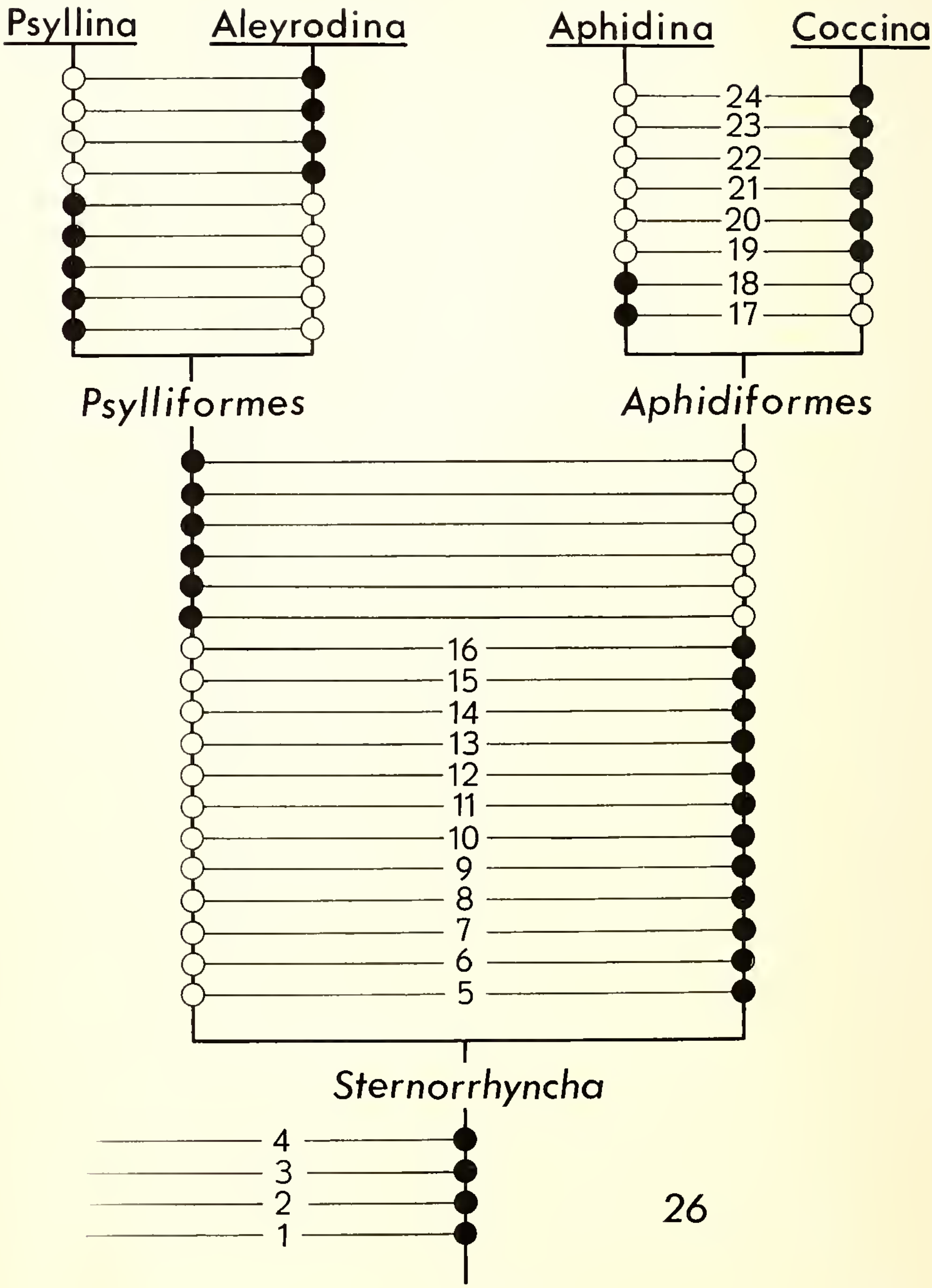
Mesosternale Coxa-Artikulation nur bei Psyllina: (Nr. 6). Weder bei Auchenorrhyncha noch bei Heteroptera findet sich ein sternales Gelenk an der Mittelcoxa, ebenso fehlt es bei Plecoptera. Untersucht wurden Cicadellidae (*Cicadella*), Cercopidae (*Aphrophora*), Membracidae (*Ceresa*), Fulgoroidea: Issidae (*Heteropterum*), Pentatomidae (Scutellerinae: *Graphosoma*), Reduviidae (*Rhinocoris*) und Perlodidae, Nemouridae, Chloroperlidae, Leuctridae. Aus Abbildungen bei MATSUDA (1960) ist zu schließen, daß es auch in weiteren Gruppen nicht vorhanden ist. — Das Fehlen eines sternalen Coxalgelenkes bei Sternorrhyncha ist somit als plesiomorph zu betrachten; das Vorhandensein eines mesosternalen Coxalgelenkes bei Psyllina ist eine abgeleitete Besonderheit nur dieser Gruppe (Autapomorphie). (Diese bei Psyllina vorkommende Gelenkung ist kein typisches Kugelgelenk — cf. SCHLEE 1969 a).

Komplizierter Penis nur bei Psyllina (Nr. 7): Die bei Psyllina vorkommende Ausbildung des „Penisendes" mit gewinkelten Seitenflächen, median vorspringendem Röhrchen und Ventil ist eine Autapomorphie der Psyllina. Die bei Aleyrodina, Coccina und Aphidina vorliegende Ausprägung als Röhre mit einfacher terminaler Öffnung gehört offenbar zum Grundplan der Homoptera, denn auch bei Auchenorrhyncha fehlt das Ventil, das Röhrchen etc., wenn auch andersartige Bildungen (Fortsätze ohne Beziehung zum Ausleitungskanal) vorkommen (cf. SCHLEE 1969 b).

H Schlußbemerkungen über die Phylogenie der Sternorrhycha

Mit den in Abschnitt D aufgezeigten Synapomorphien der Gesamtgruppe Sternorrhyncha und den Synapomorphien der Aphidiformes (Abschnitt E) bzw. Psylliformes (SCHLEE 1969 a) lassen sich die Verwandtschaftsbeziehungen der vier Teilgruppen der Sternorrhyncha folgendermaßen in Art eines Synapomorphieschemas (sensu HENNIG) darstellen (Abb. 26): Je zwei Gruppen bilden eine monophyletische Einheit, Psylliformes bzw. Aphidiformes, und diese beiden stehen zueinander in einem Schwestergruppenverhältnis.

[6]) Bei Plecopteren und Psyllina können die beiden Sklerite im Bereich der sie verbindenden Membran mit Hilfe von Pinzette und Nadeln um einen Drehpunkt nach vorn bzw. hinten bewegt werden.



26

Abb. 26. Die Verwandtschaftsverhältnisse der Sternorrhyncha, in Art eines HENNIGschen Synapomorphieschemas dargestellt. Die Zahlen 1—24 sind auf S. 10—12 definiert, die unbezifferten Synapomorphien sind bei SCHLEE 1969a behandelt.

Zusammenfassung

1. Eine Übersicht über die bisher geäußerten Ansichten bezüglich der Verwandtschaftsverhältnisse der Sternorrhyncha wird gegeben; die Sternorrhyncha bzw. Auchenorrhyncha wurden von manchen Autoren als monophyletische Gruppe, von anderen als polyphyletisch erachtet.
2. Die Ursachen für die Entstehung so verschiedener Ansichten liegen in der Argumentation mit „Ähnlichkeiten" oder „Übereinstimmungen", die nicht auf ihren Charakter untersucht sind. Hier werden nur gemeinsam abgeleitete Merkmale (Synapomorphien im Sinne HENNIGS) als beweiskräftig erachtet.
3. Zahlreiche morphologische und anatomische Details werden im Vergleich zwischen den Sternorrhyncha-Teilgruppen und mit Auchenorrhyncha (und anderen Insektengruppen) untersucht.
4. Zur Begründung der Monophylie der Sternorrhyncha werden 4 Synapomorphien angeführt.
5. Die Monophylie der Gesamtgruppe Aphidina + Coccina kann durch 16 Synapomorphien begründet werden.
6. Autapomorphien zur Kennzeichnung jeder der beiden Gruppen Aphidina bzw. Coccina werden angegeben.
7. Die monophyletische Gruppe Aphidina + Coccina wird als „Aphidiformes" bezeichnet.
8. Unter Mitverwendung der Ergebnisse einer anderen Arbeit (SCHLEE 1969 a) ergibt sich folgende Vorstellung von der Phylogenie der als monophyletisch erwiesenen Sternorrhyncha: Die 4 Teilgruppen bilden zwei Paar von Schwestergruppen: Psyllina + Aleyrodina (= Psylliformes) und Aphidina + Coccina (= Aphidiformes).

Summary

1. A review of the previous "phylogenetic trees" reveals various differing points of view, which can be grouped into those which consider the Sternorrhyncha (and the Auchenorrhyncha, respectively) as monophyletic, and those which deny the Sternorrhyncha as a phylogenetic unit.
2. These differing views originated from the use of „similarities" or "corresponding" features without considering its "character". In this paper only "joint derived" characters (synapomorphies after HENNIG) are regarded as evidence for a common origin.
3. Numerous morphological and anatomical characters are compared within the groups of the Sternorrhyncha, the Auchenorrhyncha and some other insect groups.
4. The monophyly of the Sternorrhyncha is evidenced by 4 synapomorphic characters.
5. The monophyly of the group Aphidina + Coccina is proved by 16 synapomorphic features.
6. Autapomorphies for each of the groups Aphidina, and Coccina, respectively, are listed.
7. The monophyletic group Aphidina + Coccina is named „Aphidiformes".
8. In combination with the outcome of another paper (SCHLEE 1969 a) there results the conception of the Sternorrhyncha's phylogeny as follows: The monophyletic Sternorrhyncha form two pairs of sistergroups: Psyllina + Aleyrodina (= Psylliformes) and Aphidina + Coccina (= Aphidiformes).

Literatur

AMYOT, C. J. B. & A. SERVILLE (1843): Hemiptères. 675 pp. Paris.

BEKKER-MIGDISOVA, E. E. (1960 a): New Permian Homoptera from the European USSR (Russ.). — Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSR 76, 1—112.

— (1960 b): Palaeozoic Homoptera of the USSR and problems relating to the Pylogeny of the order (Russ.). — Paleontologicesky Zhurnal 3, 28—42.

BERLESE, A. (1896): Le Cocciniglie italiane vivente sugli agrumi. — Rivista di Pathologia vegetale (Firenze) 5, 3—73.

BÖRNER, C. (1904): Zur Systematik der Hexapoden. — Zool. Anz. 27, 511—533.

— (1934): Über System und Stammesgeschichte der Schnabelkerfe. — Entom. Beihefte aus Berlin-Dahlem 1, 138—144.

— (1938): Neuer Beitrag zur Systematik und Stammesgeschichte der Blattläuse. — Abh. Naturwissenschaftl. Verein zu Bremen 30, (3/4): 167—177.

BRUNDIN, L. (1966): Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. — Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. (4) 11, 1—472.

— (1968): Application of phylogentic principles in systematics and evolutionary theory. — Nobel Symposium 4, 473—495.

CRAWFORD, D. L. (1914): A monograph of the jumping plant lice or Psyllidae of the New World. — U. S. Nat. Mus. Bull. 85, 1—182.

DUMERIL, A. M. C. (1806): Zoologique analytique, ou Methode Naturelle de Classification des Animaux. 344 pp. Paris.

EVANS, J. W. (1942): The phylogeny of the Homoptera. — Papers & Proc. Roy. Soc. Tasmania, 1941, 37—40.

— (1963): The phylogeny of the Homoptera. — Ann. Rev. Entomol. 8, 77—94.

HANDLIRSCH, A. (1906—1908): Die fossilen Insekten. W. Engelmann, 1430 pp. Leipzig.

— (1925): Systematische Übersicht. In: C. SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie 3, (2) 377—1143.

HAUPT, H. (1935): Die Tierwelt Mitteleuropas. — Homoptera 4, 115—221.

HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin.

— (1957): Systematik und Phylogenese. — Ber. Hundertjahrfeier dtsch. Ent. Ges. Berlin, 50—71.

— (1966): Phylogenetic systematics. — Urbana, Chicago, London.

HESLOP-HARRISON, G. (1952 a): The probable origin, phylogeny, and evolution of the class insecta. with special reference to the classification of Hemiptera-Homoptera (Psyllidae). — Proc. Leeds phil. Lit. soc. (sci. Sect.) 6, 54—58.

— (1952 b): Preliminary Notes on the Ancestry, Family Relations, Evolution and Speciation of the Homopterous Psyllidae II. — Ann. Mag. nat. Hist., London (12) 5, 679—696.

— (1955): The venation of the homopterous tegmen. — Proc. Univ. Durham Phil. Soc., 12, 42—62, 102—127.

— (1956): The age and origin of the Hemiptera with special reference to the sub-order Homoptera. — Proc. Univ. Durham Phil. Soc. 12, 150—169.

— (1957): The age and origin of the Hemiptera with special reference to the sub-order Homoptera. Part II: The assessment, integration and use of the evidence from fossil and modern Homoptera in phylogenetic deduction. — Proc. Univ. Durham Phil. Soc., 13, 41—53.

— (1958): On the origin and function of the pupal stadia in holometabolous Insecta. — Proc. Univ. Durham Phil. Soc. 13, (A), 59—79.

— (1960): Sound production in the Homoptera with special reference to sound producing mechanism in the Psyllidae. — Ann. Mag. Nat. Hist. (13) 3, 633—640.

IMMS, A. D. (1925): A general textbook of Entomology. London.

KERSHAW, J. G. C. (1913): Anatomical notes on a membracid. — Ann. Soc. ent. Belg. 57, 191—201.

KIRKALDY, G. W. (1910 a): Notes on the ancestry of the Hemiptera. — Proc. Haw. ent. Soc. 2, 116—118.

— (1910 b): A note on Mr. JACKSON's synopsis of the genus *Pemphigus*. — Canad. Ent. 42, 83—84.

KNOWLTON, G. F. (1925): The digestive tract of Longistigma caryae (Harris). — Ohio J. Sci. Columbus 25, 244—249.

LATREILLE, P. A. (1810): Considerations générales sur l'ordre naturel des Crustacés, des Arachnides et des Insectes. — (Hemiptera: 250—266) Paris.

LICENT, E. (1911): Signification de la dilatation proventriculaire chez les Homoptères superieúrs. — Bull. soc. ent. France 284—286.

MATSUDA, R. (1960): Morphology of the pleurosternal region of the pterothorax in insects. — Ann. ent. Soc. Am. 53, 712—731.

MUIR, F. (1930): Notes on certain controversial points of morphology of the abdomen and genitalia of Psyllidae. — Ann. Mag. Nat. Hist. 5, (10), 545—552.

MÜLLER, H. J. (1962): Neuere Vorstellungen über Verbreitung und Phylogenie der Endosymbiosen der Zikaden. — Z. Morph. Ökol. Tiere 51, 190—210.

OSBORN, H. (1895): The phylogeny of Hemiptera. — Proc. ent. Soc. Wash. 3 (2), 185—190.

OSSIANNILSON, F., Louise M. RUSSELL, & H. WEBER (1958): Homoptera in: TUXEN, Taxonomist's glossary of genitalia of insects, 148—158.

PESSON, P. (1951): Homoptères. In: GRASSÉ, Traité de Zoologie 10, 1391—1656.

PFLUGFELDER, O. (1936): Vergleichende anatomische, experimentelle und embryologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Rhynchoten. — Zoologica, Stuttgart 34, 102 pp.

POISSON, R. (1951): Hétéroptères. In GRASSÉ, Traité de Zoologie, 10. 1657—1803.

QUAINTANCE, A. L. & A. C. BAKER (1915): Classification of the Aleyrodidae. — U. S. Dept. Agric., Bur. Entomol., Tech. Ser. Nr. 27.

SCHLEE, D. (1968): Vergleichende Merkmalsanalyse zur Morphologie und Phylogenie der *Corynoneura*-Gruppe (Diptera, Chironomidae). Zugleich eine Allgemeine Morphologie der Chironomiden-Imago (♂). — Stuttgarter Beitr. Naturk. Nr. 180, 1—150.

— (1969 a): Sperma-Übertragung (und andere Merkmale) in ihrer Bedeutung für das phylogenetische System der Sternorrhyncha. Phylogenetische Studien an Hemiptera I. Psylliformes (Psyllina + Aleyrodina) als monophyletische Gruppe. — Z. Morph. Tiere 64, 95—138.

— (1969 b): Bau und Funktion des Aedeagus bei Psyllina und deren Bedeutung für systematische und phylogenetische Untersuchungen. Phylogenetische Studien an Hemiptera III. Entkräftung eines Arguments gegen die Monophylie der Sternorrhyncha. — Z. Morph. Tiere 64, 139—150.

— (1969 c): HENNIG's principle of phylogenetic systematics, an „intuitive statistico-phenetic taxonomy"? A reply to Dr. COLLESS' paper "The Phylogenetic Fallacy". — Systematic Zoology, im Druck.

SINGH-PRUTHI, H. (1925): The morphology of the male genitalia in Rhynchota. — Trans. Ent. Soc. London 1925, 127—267.

SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology. — New York, London.

SPEYER, W. (1929): Der Apfelblattsauger (*Psylla mali* Schmidberger). — Monogr. Pflanzenschutz 1, 1—127.

SPOONER, C. S. (1938): The phylogeny of the Hemiptera. — Univ. Illinois Bull. 35, No. 70, 1—102.

TAYLOR, L. H. (1918): Thoracic sclerites of Hemiptera and Heteroptera with notes on the relationships indicated. — Ann. ent. Soc. Amer. 11, 225—249.

THERON, J. (1958): Comparative studies in the morphology of male scale insects. — Ann. Univ. Stellenbosch 34 (A), 1—71.

TILLYARD, R. J. (1919): Mesozoic insects of Queensland. No. 7. Hemiptera Homoptera; with a note on the phylogeny of the suborder. — Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 44, 857—896.

VONDRACEK, K. (1957): Mery-Psylloidea. In: Fauna CSR 9, 1—431.

WEBER, H. (1928): Skelett, Muskulatur und Darm der schwarzen Blattlaus, *Aphis fabae* Scop. — Zoologica, Stuttgart 28, H. 76, 1—120.

— (1929): Kopf und Thorax von *Psylla mali*. — Z. Morph. Ökol. Tiere 14, 59—165.

— (1930): Biologie der Hemipteren. Eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe. — Berlin.

— (1934): Die postembryonale Entwicklung der Aleurodinen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Metamorphosen der Insekten. — Z. Morph. Ökol. Tiere 29, 268—305.

— (1935): Der Bau der Imago der Aleurodinen. — Zoologica Stuttgart 33 (89), 1—71.

— (1954): Grundriß der Insektenkunde. — 3. Aufl. Stuttgart.

WESTWOOD (1840): An introduction to the modern classification of insects, founded on the natural habits and corresponding organisation of the different families. Vol. 2. London.

WOOTTON, R. (1965): Evidence for tracheal capture in early Heteroptera. — Proc. XII. Intern. Congr. Entom. (1964 London) 65—67.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Dieter Schlee, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3.